Über polymorphe Formenkreise

von

W. O. Focke.

Einleitung. — Die Polymorphie und das System. — Beispiele polymorpher Formenkreise (Viola, Rubus). — Polymorphie und Kreuzung bei Rubus. — Polymorphie und Kreuzung bei Culturpflanzen. — Kreuzung als Ursache der Polymorphie und der Artenbildung. — Die Kreuzungstheorie und die DARWIN'sche Differenzirungstheorie. — Ergebnisse der Untersuchung.

Während sich in manchen Pflanzengattungen ohne besondere Schwierigkeiten eine Anzahl von verschiedenen wohl charakterisirten Arten unterscheiden lässt, welche sämmtliche vorhandenen individuellen Gestaltungen des Gattungstypus in sich begreifen, giebt es andere Gattungen und Formengruppen, in welchen zahlreiche Übergangs- und Mittelglieder die Grenzen zwischen den ausgeprägten Typen verwischen. Diese sogenannten polymorphen Formenkreise bereiten einerseits dem Systematiker bedeutende Schwierigkeiten, regen aber andrerseits das lebhafte Interesse des Forschers an, welcher die Formenmannigfaltigkeit der organischen Welt nicht nur mit Namen und Beschreibungen in's System einzureihen, sondern auch nach Ursprung und Bedeutung zu verstehen bestrebt ist. Von den verschiedenen Beziehungen und Eigenthümlichkeiten der polymorphen Formenkreise sind es gegenwärtig gerade die Systematik und die Entstehungsgeschichte, welche besondere Aufmerksamkeit verdienen, zumal da Klarheit über diese beiden Punkte eine Vorbedingung für jede Erörterung aller andern die polymorphen Formenkreise betreffenden Fragen ist. Es dürfte daher zeitgemäß sein, die Systematik und die Ursachen der Polymorphie in dieser Zeitschrift einmal eingehender zu besprechen.

Die Polymorphie und das System.

Wenn man in verschollenen botanischen Schriften blättert, die vor 100—120 Jahren erschienen sind, so trifft man mitunter auf die in unwilligem Tone gemachte Bemerkung, dass ein gewisser Schwede, der Ritter VON LINNÉ, die allbekannten Namen der Pflanzen großentheils umgeändert habe. Der Schreiber lässt gewöhnlich durchblicken, es sei dies nur aus einer unberechtigten doctrinären Principienreiterei geschehen; zuweilen

wird auch die Bemerkung hinzugefügt, dass es unmöglich sein werde, die bewährten, von Alters her eingebürgerten Benennungen, welche in den Apotheken gebräuchlich seien, durch die neumodischen Namen zu verdrängen. Wenn man heutzutage derartige Äußerungen liest, so legt man sich unwillkürlich die Frage vor, wie es denn zuging, dass trotz jener in größeren Kreisen vorhandenen lebhaften Abneigung gegen weitgehende Neuerungen die LINNÉ'sche Nomenclatur und Systematik sich so rasch und fast widerstandslos Bahn brachen. Wir wissen recht wohl, dass LINNÉ's Neuerungen keineswegs in jedem einzelnen Falle Verbesserungen waren; man musste mit dem vielen Guten einzelnes Mangelhafte mit in den Kauf nehmen. Aber trotzdem waren die Vorzüge von LINNÉ's systematischen Werken so augenscheinlich, dass sie bei allen Sachverständigen volle Anerkennung fanden; diese Vorzüge liegen aber im Wesentlichen in der strengen Methode. Umfassende Sachkunde und klares Denken hatten LINNÉ zu allgemeinen Anschauungen und bestimmten Grundsätzen geführt, welche er in dem Fundamentalwerke für die beschreibende Organismenkunde, der Philosophia botanica, niederlegte.

Nachdem LINNÉ mit einer gewissen doctrinären Schärfe die Unterschiede zwischen ähnlichen organischen Formenkreisen präcisirt hatte, indem er annahm, dass die Species oder Arten durch wesentliche und beständige, die Varietäten oder Abarten durch unwesentliche und unbeständige Merkmale getrennt seien, hatte der ordnende Geist der Systematiker ein festes Schema gewonnen, in welches die organischen Typen, die man kennen lernte, hineingefügt werden konnten. Freilich erhoben sich gar bald in vielen Fällen Zweifel, ob man es mit einer Species oder mit einer Varietät zu thun habe, allein man tröstete sich jedesmal mit der Hoffnung, dass eine gründlichere und genauere Forschung dermaleinst die Frage endgültig erledigen werde. Man entschied sich dann vorläufig in einem oder dem andern Sinne, so dass die Systematiker zu ihrer eigenen und zu Anderer Befriedigung mit den zweifelhaften Fällen scheinbar aufräumten. Kam dann einmal ein selbständig untersuchender Nachfolger und beurtheilte den Fall in entgegengesetzter Weise, so wurde gewöhnlich auch dessen Ansicht nunmehr für die übrigen Botaniker maßgebend.

Schon LINNÉ scheint empfunden zu haben, dass man nicht in allen Fällen mit den beiden Kategorieen Species und Varietas auskomme. So unterschied er (Spec. plant.) von seiner Primula veris drei Formen (α officinalis, β elatior und γ acaulis) und fügte die Bemerkung hinzu: »Varietates licet constantes β, γ non specie distinguo uti nec Maurum ab Europaeo«. Es wird damit also der Begriff der »constanten Varietät« aufgestellt, welche durch das Merkmal der Constanz offenbar von den gewöhnlichen Varietäten, die nach LINNÉ »dem Standort oder dem Zufall« ihre Entstehung verdanken, unterschieden werden sollte. Dem Begriffe nach stimmt LINNÉ's constante Varietät mit der Subspecies oder der

Race der neueren Schriftsteller überein, wie denn auch die von Linné zur Vergleichung herangezogene Differenz zwischen Neger und Weißem allgemein als ein Racen-Unterschied gilt.

Auch gegenwärtig wird von den Systematikern, wenn sie eine neue Pflanzenform kennen lernen, zuerst gefragt, ob dieselbe eine Varietät einer bereits bekannten Species oder ob sie eine neue selbständige Species sei. Ist diese Fragstellung nun wohl richtig? Die neuere Naturphilosophie kann die Begriffe Species und Varietas nicht als aprioristisch gegebene betrachten, und der Versuch, sie auf inductivem Wege aus den Thatsachen heraus zu entwickeln, ist bisher weder gelungen, noch ist irgend welche Aussicht vorhanden, dass er je gelingen wird. Wir werden also zunächst vom theoretischen Gesichtspunkte aus der ganzen Fragestellung nach dem Artrecht einer Pflanzenform die principielle Berechtigung absprechen müssen, weil sie von unbewiesenen und unbeweisbaren Voraussetzungen ausgeht.

Nun sind aber ein festes System und eine bestimmte Nomenclatur der Pflanzenformen unbedingt nothwendig, um eine klare Übersicht über die Gesammtheit der vorhandenen Gestaltungen zu gewinnen. Man hat daher verschiedene Wege eingeschlagen, welche, wie man hoffte, die Theorie mit der Praxis des Systems versöhnen sollten. Die Einen ziehen alle ähnlichen Pflanzenformen, zwischen welchen sich keine scharfen Grenzen nachweisen lassen, zu einer und derselben »Species« zusammen, mögen auch die Endglieder noch so erheblich von einander abweichen. Nach diesem Verfahren muss man nach allen Richtungen hin die in ihren Eigenschaften einander nächstliegenden Formen vereinigen, bis man zu einer größeren Lücke gelangt, welche eine scharfe Abgrenzung gestattet. Das Hauptbedenken gegen dies Verfahren besteht darin, dass es dazu führt, in vielen Fällen als Endglieder des ganzen Formenkreises äußerst verschiedenartige Typen unter einem gemeinsamen Artnamen zu vereinigen. Die Anderen verfahren umgekehrt, indem sie die alten »Species« spalten und schließlich in einen Schwarm von »espèces affines« auflösen. Jordan, der diese »Pulverisirung« der alten Art zuerst consequent durchzuführen versucht hat, ist bestrebt gewesen, wenigstens den genealogischen Faden festzuhalten. Er hat sich bemüht, die Beständigkeit seiner »Arten« durch Aussaatversuche zu controliren, freilich nach einer Methode, die mancherlei Einwürfe zuzulassen scheint. Die Schwierigkeit und Umständlichkeit dieses Prüfungsverfahrens ist jedoch trotz seiner Mängel noch so groß, dass seine Nachfolger meistens davon abgesehen haben. Sie »pulverisiren« einfach nach den zufällig vorliegenden frischen oder getrockneten Exemplaren und Zweigen eines Exemplars, ohne sich um irgend etwas anderes als um die Unterscheidungsmerkmale zu kümmern. Was Linné Species genannt hat, nennt Gandoger kurzweg Grex; die angeblichen Gründe, welche er für dies Verfahren anführt, liegen freilich nicht mehr auf naturwissen-

schaftlichem Gebiete; sie gehören der dogmatisch-autoritären Theologie an, sind somit für den Naturforscher nicht discutirbar. Man darf sich jedoch durch die Thorheiten und Extravaganzen der Pulverisirer nicht verleiten lassen, alle weiteren Unterscheidungen innerhalb der Grenzen der alten Species für unberechtigt zu erklären. Die JORDAN'sche Untersuchungsmethode ist principiell als eine streng wissenschaftliche anzuerkennen, womit freilich nicht gesagt sein soll, dass auch die vermeintlichen Ergebnisse oder gar die daraus abgeleiteten Schlussfolgerungen durchweg richtig sind. Aber die JORDAN'sche »espèce affine« ist an und für sich eben so gut eine systematische Wirklichkeit, wie die LINNÉ'sche Species. Was jedoch die Benennung Species betrifft, so hat LINNÉ offenbar die Priorität, und JORDAN thut ganz gewiss Unrecht daran, wenn er den für eine bestimmte systematische Rangstufe eingeführten Terminus technicus kurzweg auf eine andere Rangstufe überträgt. JORDAN kann sein Verfahren auch nur dadurch rechtfertigen, dass er LINNÉ's Arten für unnatürlich, die seinigen aber für die echten und wahren, von Gott selbst geschaffenen erklärt. Damit führt er die Frage gleich wie GANDOGER auf einen wissenschaftlich undiscutirbaren Punkt zurück; übrigens ist JORDAN ehrlich genug, durchblicken zu lassen, dass es im Wesentlichen die Angst vor dem Darwinismus ist, die ihm die Flucht von der LINNÉ'schen Species zu den schwerer controlirbaren espèces affines räthlich erscheinen lässt.

In der Idee der meisten neueren Botaniker, welche genauer über diese Fragen nachgedacht haben, soll die Species die Einheit sein, nach welcher die höheren und niederen systematischen Rangstufen gemessen werden. Die Species könnte demnach etwa dem Meter und dem Gramm, die Gattung dem Kilometer und Kilogramm, die Subspecies dem Centimeter und Centigramm verglichen werden. So wie Meter nnd Gramm ursprünglich willkürlich gewählte Einheiten sind, würde auch der Speciesbegriff zunächst willkürlich normirt werden müssen. Ist die Gattung der nächsthöhere systematische Begriff über der Species, so müsste, falls man den JORDAN'schen Ansichten folgt, das was heute gewöhnlich Species genannt wird, zu dem Range einer Gattung erhoben werden. Wenn aber die Subspecies, die espèce affine, nach der gewöhnlichen Auffassung dem Centimeter und Centigramm entspricht, so ist kein Grund vorhanden, diese kleineren Einheiten für die Normen zu erklären, nach welchen alle andern bestimmt werden sollten. Die Versuche, sachliche Gründe für die Wahl eines andern Ausgangspunktes der systematischen Rangordnung aufzufinden, haben, wie erwähnt, dahin geführt, dass die Anhänger des einen Systems in Ermangelung wissenschaftlicher Stützpunkte ihre persönliche Ansicht für die theologisch correctere und somit für die Gott wohlgefälligere erklärt haben, ein schon im gewöhnlichen Leben ziemlich abgenutzter dialektischer Kunstgriff, der aber in der Wissenschaft jede weitere Erörterung überflüssig macht.

Bis hieher handelt es sich, soweit nicht die undiscutirbaren theologischen und antidarwinistischen Gewissensbedenken in Frage kommen, um eine rein formale Angelegenheit. Die Zweifel über die Umgrenzung der Arten beziehen sich aber nicht allein auf die Rangstufe, welcher der Titel Art beizulegen ist, sondern noch viel mehr auf die Schwierigkeit einer festen Umgrenzung der Formenkreise. Man hat daher vorgeschlagen, den Artbegriff völlig fallen zu lassen, hat sich aber genöthigt gesehen, ganz entsprechende systematische Kategorieen an dessen Stelle zu setzen. Eine gewisse Consequenz liegt in dem Vorschlage, nicht wie bisher die Arten zu benennen, sondern die Merkmal-Combinationen. Man kann sagen: in einem Formenkreise finden sich so und so viele Merkmale, von denen jedes einzelne in so und so vielfacher Weise abändern kann. Daraus lässt sich berechnen, wie viele verschiedene Merkmal-Combinationen in dem betreffenden Formenkreise überhaupt möglich sind; durch eifriges Botanisiren kann man dann finden, welche von diesen möglichen Combinationen in der Natur wirklich vorkommen. Eine derartige Untersuchungsmethode müsste anscheinend ein »scharfes« Bestimmen ermöglichen; sie würde sich somit den Bedürfnissen zahlreicher Phytographen trefflich anpassen lassen. Leider sind die Vorzüge derselben rein doctrinärer Natur und werden unfassbar, sobald man sie in der freien Natur zur Anwendung bringen will. Da variiren die Organe an Gestalt und an Zahl schon bei einem und demselben Individuum, da wird die Zahl der Merkmale und ihrer Abänderungen völlig unbestimmbar, weil z. B. in der Breite des Blattes, der Länge und Biegung einer Kronröhre, der Stellung und Insertion der Staubblätter, der Behaarung irgend eines Organes u. s. w. alle denkbaren Übergänge zwischen dem einen und dem anderen Extrem vorkommen können. Selbst die willkürlichsten Abgrenzungen und exactesten Diagnosen würden dem ersehnten Ziele der scharfen Bestimmungen nur wenig näher führen. Unter diesen Umständen ist der Gewinn, den die Erleichterung des Bestimmens bringen könnte, verschwindend klein gegen den Nachtheil, welcher in dem Zerreißen des genealogischen Fadens liegt. Die kleinlichen Interessen des Namensuchers müssen nothwendig zurücktreten gegen das große wissenschaftliche Interesse, welches in erster Linie die Berücksichtigung der Abstammungsverhältnisse und der genetischen Entwickelung verlangt. Die einzelnen Eigenschaften sind in jedem genealogischen Formenkreise bis zu einem gewissen Grade veränderlich, können daher nicht an und für sich, sondern nur alle zusammengenommen zur Umgrenzung dieser Formenkreise dienen.

Die Merkmal-Combination ist somit nur in künstlichen Bestimmungstabellen am Platze, in denen es nicht schadet, wenn die unbeständigen Abänderungen einer und derselben Art an 4 oder 5 Stellen fern von einander aufgeführt werden. Die Jordan'sche samenbeständige »espèce affine« hat ihre Berechtigung als Subspecies oder Race; ebenso wird die von man-

chen Systematikern bevorzugte Sammelart für gewisse weitere Formenkreise mit Vortheil benutzt werden können. Die Mannigfaltigkeit, welche in der Natur gegeben ist, kann nicht kurzer Hand in ein festes, künstliches, systematisches Schema hineingepresst werden; will man nicht der Wahrheit geradezu Gewalt anthun, so muss sich auch die auf Übersichtlichkeit berechnete formale Darstellung den in jedem einzelnen Falle verschiedenen phytographischen Thatsachen bis zu einem gewissen Grade anpassen.

Beispiele polymorpher Formenkreise.

Ein Beispiel wird nach diesen theoretischen Auseinandersetzungen am besten geeignet sein, den Sachverhalt zu erläutern. Viola tricolor L. in weitestem Sinne ist durch Zwischenformen unabgrenzbar mit V. grandiflora Huds., V. lutea Sm. und V. sudetica Willd. verbunden. Nimmt man zwei ausgeprägte Formen, z. B. V. ruralis Jord. und V. sudetica Willd., so fehlt jede nähere Beziehung zwischen denselben. Säet man ihre Samen z. B. Anfang Mai neben einander aus, so steht nach 6 oder 8 Wochen die V. ruralis in Blüte; man sieht kräftige aufrechte Pflanzen mit großen Blättern und kleinen unscheinbaren Blüten, die theils durch Selbstbestäubung, theils durch Bienen befruchtet werden. Aus den Samen der V. sudetica sind dagegen nur schwächliche, niederliegende Stengel mit kleinen Blättern hervorgegangen. Sechs Wochen später ist die V. ruralis fast abgeblüht und hat ihre meisten Samen ausgestreut; spätestens im Herbste ist ihre Vegetationskraft erschöpft und die Pflanzen gehen ein. Ihre Nachkommenschaft steht, wenn der Winter ein milder war, schon im März des folgenden Jahres in voller Blüte. Die V. sudetica dagegen wächst nur ganz langsam weiter; im folgenden Sommer werden die Stengel etwas kräftiger und verzweigen sich stärker, um im dritten Sommer endlich zur Blüte zu gelangen. Die zarten, niederliegenden Stengel bringen dann ansehnliche gelbe Blumen mit langem Sporn; zu ihrer Befruchtung sind Falter und Hummeln erforderlich. Gleichzeitig blüht von V. ruralis die dritte, vierte oder selbst die fünfte Generation. In Wuchs, Blättern, Nebenblättern, Blütentheilen, Behaarung u. s. w. finden sich bei einer Vergleichung die ausgesprochensten Verschiedenheiten. Niemand kann bezweifeln, dass die beiden in allen ihren morphologischen und physiologischen Eigenschaften so wesentlich von einander abweichenden Pflanzenformen durch specifische Unterschiede getrennt sind. Betrachtet man nun eine der ausgeprägten großblumigen Tricolor-Formen, z. B. die V. sabulosa (DC. var.), so gleicht dieselbe in Wuchs und Blütengröße mehr der V. sudetica, in Nebenblättern und Spornlänge mehr der V. ruralis, während sie in andern Merkmalen die Mitte hält. Die V. declinata Kit., V. bella Gren., V. grandiflora Huds. (lutea Sm.) und andere Formen nähern sich in einer oder der andern Beziehung der V. su-

detica, während zahlreiche sonstige Zwischenglieder die V. sabulosa und verwandte Racen mit der V. ruralis verbinden. Die Blütengröße ist bei manchen Formen veränderlich, ja dieselben Exemplare bringen je nach dem Grade der Beschattung bald große mehrfarbige, bald kleine gelbweiße Blumen. JORDAN hat aus der Gruppe der V. segetalis, zu der auch die V. ruralis gehört, eine ganze Reihe »espèces affines« (V. mentita, confinis, subtilis, Timbalii, variata etc.) ausgeschieden, welche nur durch ganz minutiöse Merkmale von einander abzuweichen scheinen. Noch zahlreicher sind die Varianten der großblumigen Racen (tricolor typ., grandiflora, sudetica). Man steht somit der Thatsache gegenüber, dass die Endglieder des ganzen Formenkreises sich wie völlig verschiedene, durch zahlreiche tief in die ganze Organisation eingreifende Eigenschaften getrennte Arten verhalten, die indess durch mannigfaltige Mittelglieder mit verschiedenartig combinirten Charakteren verbunden sind.

Im Großen und Ganzen lässt sich die Entstehung der Hauptformen der Tricolor-Gruppe nach den Grundsätzen der Entwicklungslehre und der natürlichen Züchtung recht wohl verstehen. Auf dem Ackerlande finden wir schnellwüchsige, kurzlebige, aufstrebende, für Selbstbefruchtung eingerichtete, dagegen in den Wiesen der höheren Gebirge langsam sich entwickelnde, langlebige, niedrige, auf Kreuzbefruchtung angewiesene Racen. Die Bergwiesenformen, wie V. sudetica und V. declinata, sind hie und da auf die Wegränder und das Culturland der Berggegenden übergegangen, während die Abkömmlinge der Ackerformen sich gelegentlich den Dünen (V. Curtisii) und den sandigen Wiesen anpassen.

Die systematische Darstellung derartiger Verhältnisse ist mit großen Schwierigkeiten verbunden; es lässt sich nicht behaupten, dass eine oder die andere Methode richtig oder unrichtig ist. Man kann einen »Typus polymorphus« Viola tricolor aufstellen und dann denselben weiter gliedern; man kann aber auch andrerseits eine größere oder kleinere Zahl von Arten unterscheiden und kann denselben die durch unerhebliche Merkmale abweichenden Racen, Varianten und standörtlich bedingten Abänderungen, so wie die mehr local auftretenden Zwischenformen unterordnen. So weit mir der Formenkreis der V. tricolor bekannt ist, würde ich in demselben etwa 6—12 Arten unterscheiden und würde bei den einzelnen Arten außer den Racen noch Übergangsglieder zu anderen Arten beschreiben. Als Arttypen selbst würde ich die ausgeprägteren, constanteren und allgemeiner verbreiteten Racen hervorheben, während ich die mehr intermediären, variablen und localen Formen als Übergänge und Zwischenglieder behandeln würde. Eine Bestimmung innerhalb eines solchen systematischen Rahmens dürfte keine großen Schwierigkeiten machen, während zu einer Bestimmung nach JORDAN'schen Grundsätzen ein äußerst weitläufiges Specialstudium erforderlich sein würde. — Offen-

bar handelt es sich in solchen Fällen nur um eine Zweckmäßigkeitsfrage; absolut richtig kann eine Systematik eines Typus polymorphus, wie Viola tricolor, ebensowenig jemals werden, wie ein System der Racen von Homo sapiens.

Im Großen und Ganzen lässt sich, wie erwähnt, die Gliederung und Ausprägung des polymorphen Formenkreises der Viola tricolor nach darwinistischen Grundsätzen recht wohl verstehen. Betrachtet man nun aber die polymorphen Formenkreise der Rosen und Brombeeren, so ist es nicht wohl möglich, die Entstehung und Ausprägung ihrer einzelnen Racen durch Variation, Auslese und Anpassung an standörtliche Verhältnisse oder befruchtende Insecten zu erklären. Man wird gern zugeben, dass z. B. ein größerer Drüsenreichthum unter gewissen Umständen vortheilhaft, unter andern nutzlos sein kann, ohne dass wir bis jetzt im Stande sind, dies zu verstehen. Man wird ferner zugeben, dass klimatische und standörtliche Verhältnisse Einflüsse auf die Pflanzengestalt ausüben können, die wir noch nicht richtig aufzufassen und zu würdigen vermögen. Aber mag man unbekannten umgestaltenden Einwirkungen eine noch so große Bedeutung zuschreiben, so bleibt es doch unmöglich, die Formenmannigfaltigkeit der Rosen und Brombeeren dadurch zu erklären, dass man annimmt, sie seien durch Variation und Auslese aus einem einzelnen Urtypus entstanden. Die ausgeprägtesten Formen sind nicht etwa wie bei der Viola-tricolor-Gruppe an ausgeprägte standörtliche Verhältnisse gebunden, sondern sie zeichnen sich umgekehrt durch ihre weite Verbreitung, auffällige Constanz und verhältnissmäßig geringe Abhängigkeit von Boden und Klima aus. Während sich bei den Brombeeren eine und dieselbe Race mit Leichtigkeit sehr verschiedenen standörtlichen Verhältnissen anpasst, finden wir umgekehrt auch auf demselben Fleck Erde häufig eine große Zahl von verschiedenen Racen durcheinander wachsen.

Es kann übrigens bei genauerer Untersuchung nicht dem mindesten Zweifel unterliegen, dass die meisten Formen von Rubus und Rosa zu wohl umgrenzten Racen oder Arten gehören. Bei oberflächlicher Betrachtung möchte man meinen, dass man regellose Variationen eines unbeständigen Typus vor sich habe. Eine solche Ansicht würde durchaus irrig sein; es ist völlig sicher, dass die einzelnen Racen großentheils deutlich charakterisirt, samenbeständig und in bestimmter Weise verbreitet sind. Man findet indess bei eingehender Untersuchung, dass die Kennzeichen specifischer Selbständigkeit bei den einzelnen Formen in sehr verschiedener Weise ausgeprägt sind, oder, um einen andern Ausdruck für dieselbe Thatsache zu wählen, dass in den Gattungen Rosa und Rubus alle Stufen des Artwerdungs-Vorganges reichlich vertreten sind.

Die Verhältnisse liegen bei Rosa und bei Rubus ganz ähnlich, doch will ich zur Erläuterung meiner Angaben vorzugsweise Beispiele aus der Gattung Rubus wählen, weil ich diese specieller untersucht habe. Es

sind namentlich zwei Umstände, welche in dieser Gattung besonders beachtenswerth zu sein scheinen, nämlich:

1. Das Vorkommen von Racen auf allen Stufen der Artwerdung.

2. Die Unmöglichkeit, die Artenbildung in diesem Falle durch einfache Variation und Auslese zu erklären. — Schon 1857 hatte ich das Studium der Gattung Rubus zu dem bestimmten Zwecke begonnen, dem Vorgange der Artbildung auf die Spur zu kommen. Nach dem Erscheinen von DARWIN's »Entstehung der Arten« habe ich lange die Hoffnung gehegt, es werde mir gelingen, an den Brombeeren die Richtigkeit der DARWIN'schen Ideen in besonders deutlicher Weise darzulegen. Der Misserfolg aller meiner darauf gerichteten Versuche hat mich nicht abgehalten, stets von neuem auf diesen Gedanken zurückzukommen. Wie ich auch die Sache betrachten mochte, so kehrte ich jedesmal, wenn auch anfangs mit Widerstreben, zu den Vorstellungen zurück, welche sich mir schon beim Beginn meiner Studien aufgedrängt hatten, welche ich aber als gar zu unwahrscheinlich bei Seite geschoben hatte. Allmählich ist aber die Fülle der für diese Anschauungen sprechenden Beobachtungen so groß und ihre Wucht so überzeugend geworden, dass mir jede andere Möglichkeit, die thatsächlich vorliegenden Verhältnisse zu erklären, abgeschnitten zu sein scheint. Dagegen bleibt es natürlich ungemein schwierig, die wirkliche Bedeutung von tausend und aber tausend einzelnen Beobachtungen und Erfahrungen auch Andern so klar darzulegen, dass auch sie von der Richtigkeit der Erklärung vollständig überzeugt werden.

Zunächst möchte ich die Aufmerksamkeit auf die Thatsache lenken, dass unter den europäischen Brombeeren wirklich alle Stufen des Artwerthes oder des Artenbildungs-Vorganges reichlich vertreten sind. Eine unscheinbare Beobachtung liefert uns einen brauchbaren Schlüssel für die weitere Forschung in dieser Richtung. Wie bei vielen polymorphen Pflanzengruppen findet man auch bei den Brombeeren, d. h. den schwarzfrüchtigen europäischen Rubus-Formen, im Pollen neben den regelmäßig geformten normalen Körnern eine mehr oder minder große Beimengung von verkümmerten und missgebildeten, meist offenbar leistungsunfähigen Körnern. Bei andern Rubus-Arten, z. B. Rubus Idaeus und R. saxatilis, sowie bei den in unsern Gärten cultivirten amerikanischen Species R. odoratus, R. Nutkanus, R. spectabilis u. s. w., sind dagegen alle Pollenkörner normal und wohlgebildet. Nun finden sich unter den schwarzfrüchtigen europäischen Brombeeren einige wenige Arten, welche ebenfalls einen gleichkörnigen wohlgebildeten Blütenstaub besitzen; es sind dies: R. caesius L., R. ulmifolius Schott, R. tomentosus Borkh. Diese drei Arten zeigen zugleich eine Reihe von Besonderheiten. Sie sind nämlich gegen einander und gegen die andern Brombeeren recht gut abgegrenzt, so dass die meisten der ihnen zunächst stehenden Formen sich durch sehr

geschwächte Fruchtbarkeit und große Unbeständigkeit als Hybride charakterisiren. Sie sind ferner innerhalb ihrer Speciesgrenzen zwar in beträchtlichem Maße variabel, aber alle solche Abänderungen sind ungemein schwankend, und durch zahlreiche Mittelglieder mit den gewöhnlicheren Formen verbunden. Sie besitzen ferner eine sehr beträchtliche Verbreitung; R. caesius ist vom Altai und Kaukasus an durch fast ganz Europa verbreitet; R. tomentosus kommt von Persien an durch ganz Südeuropa, stellenweise bis über den 50. Breitengrad hinaus vor; R. ulmifolius ist in Südwesteuropa und Nordwestafrika heimisch, so dass die Balkanhalbinsel, Schottland, die Azoren, Canaren und die Sahara die Grenzen seiner Verbreitung bezeichnen. Die Wohngebiete sämmtlicher andern europäischen Brombeeren sind viel kleiner. — Man könnte dies Zusammentreffen von Gleichkörnigkeit des Blütenstaubes mit guter Umgrenzung, relativer Constanz und ausgedehnter Verbreitung für zufällig halten, wenn nicht eine Untersuchung der europäischen Rosen ein ganz genau entsprechendes Ergebniss geliefert hätte. Ich fand den Blütenstaub gleichkörnig bei Rosa cinnamomea, R. pimpinellaefolia, R. alpina, R. Gallica, R. arvensis und R. sempervirens, während die sämmtlichen Formen aus der Verwandtschaft der R. rubrifolia, R. canina, R. rubiginosa und R. tomentosa einen mischkörnigen Blütenstaub zeigen. Man braucht nur oberflächlich mit der Systematik der Rosen vertraut zu sein, um zu erkennen, dass die Eigenthümlichkeiten, durch welche die Brombeeren mit gleichkörnigem Blütenstaub ausgezeichnet sind, sich auch bei den Rosen wiederfinden, welche den nämlichen Vorzug besitzen. In Südosteuropa kommt eine Brombeerart vor, deren Verbreitungsgebiet bis nach Nordwestindien reicht, nämlich der R. sanctus Schreb. Der Analogie nach muss ich es für wahrscheinlich halten, dass diese Art, welche ich noch nicht lebend untersuchen konnte, ebenfalls einen gleichförmigen Blütenstaub besitzt.

Betrachten wir nun die übrigen europäischen Brombeeren, so finden wir z. B. einen wohlcharakterisirten Formenkreis vor, der uns aber nicht als homogene Species, sondern als eine natürliche Gruppe sehr nahe verwandter Racen entgegentritt. Wir können diesen Formenkreis als Rub. fruticosus bezeichnen, dessen Kern zunächst drei Hauptracen ausmachen, nämlich der nordamerikanische R. villosus und die beiden europäischen Racen R. plicatus und R. sulcatus, von denen das Verbreitungscentrum der ersten mehr im nördlichen, das der zweiten mehr im südlichen Mitteleuropa liegt. Jede dieser drei Racen bewohnt immerhin ein ganz ansehnliches Gebiet, alle drei zusammen ein größeres als selbst der R. caesius. Der Blütenstaub ist mischkörnig, aber bei R. sulcatus und wenigstens bei einigen Varietäten von R. villosus sehr reich an wohlgebildeten Körnern. An die drei Hauptracen des polymorphen Typus R. fruticosus schließen sich zunächst zwei trefflich ausgeprägte und con-

stante Racen an, welche eine Annäherung von R. Idaeus zeigen, nämlich R. suberectus und R. fissus. Der R. nitidus dagegen ist durch Zwischenglieder mit R. plicatus verbunden und zeigt in seinen Eigenschaften leichte Annäherungen an die Rubi der Gruppe des R. villicaulis. An R. sulcatus schließen sich verschiedene mehr oder minder wohlcharakterisirte Racen an, welche Übergänge zu andern Formenkreisen darstellen. Wir erkennen somit in R. fruticosus (im bezeichneten Sinne) einen über große Strecken Europas und Nordamerikas verbreiteten polymorphen Typus, von dessen Racen nicht weniger als sechs durch Constanz und Ausprägung ihrer Eigenschaften nahezu oder — je nach den Ansichten über die Species — wirklich den Werth selbständiger Arten erlangt haben.

Ein ähnlicher polymorpher Typus wie der des R. fruticosus ist der des R. glandulosus. Er ist vom Kaukasus an durch ganz Mitteleuropa und durch die Gebirge Südeuropas verbreitet. Von seinen Racen ist eine, nämlich der R. Bellardii, ungemein constant; diese Pflanzenform ist in dem Areal zwischen Königsberg, Liverpool und Genf überall ohne Schwierigkeit von den ähnlichsten und nächstverwandten Racen zu unterscheiden; wahrscheinlich kommt sie noch weiter südwärts vor. R. hirtus scheint vom Kaukasus durch Österreich-Ungarn bis weit nach Deutschland hinein verbreitet, ist aber proteusartig veränderlich und macht nach Westen zu immer mehr andern Formen (R. Guentheri, Bayeri, serpens, Hercynicus etc.) Platz, unter denen er allmählich zu verschwinden scheint; im Kaukasus steht ihm der R. platyphyllos zur Seite. Eine dem Typus des R. glandulosus habituell ungemein ähnliche Gruppe drüsenreicher Rubi scheint in den Anden zwischen dem Isthmus von Tehuantepec und den Hochebenen Boliviens ebenso polymorph zu sein.

Die Übergänge zwischen den Glandulosen Europas und den andern Brombeeren sind noch viel zahlreicher als die Mittelglieder, welche sich an R. fruticosus anlehnen.

Ein etwas verschiedenes Bild bietet uns ein dritter Typus unter den mischkörnigen Brombeeren, nämlich der des R. vestitus. Der eigentliche Grundstock des Typus ist nur durch eine einzige in mäßigem Grade variable Hauptrace vertreten, nämlich den R. vestitus selbst, dessen Wohngebiet etwa durch die Grenzpunkte Irland, Kopenhagen, Wien und Südwestfrankreich bezeichnet wird; nach Süden und Südwesten reicht es vielleicht noch weiter. Innerhalb dieses Gebietes und noch etwas über dasselbe hinaus wird der R. vestitus von einem Schwarm von verwandten Racen begleitet, die sämmtlich Annäherungen an eine oder die andere Art aus andern Brombeergruppen zeigen.

Ähnlich wie der Formenkreis des R. vestitus lässt sich auch der des R. rudis auffassen. Die verwandten Racen zeigen hier aber eine so große Selbständigkeit, Verbreitung und Ausprägung, dass ihre Beziehun-

gen zu der muthmaßlichen Stammrace, dem R. rudis, in manchen Fällen zweifelhaft erscheinen.

Es würde ermüdend sein, hier noch andere Formenkreise zu schildern, in denen ähnliche Verhältnisse obwalten, wenn auch in ihnen die intermediären Racen oft weniger deutlich von denjenigen geschieden werden können, welche den Typus darstellen. Dagegen wird es von Interesse sein, darauf aufmerksam zu machen, dass es gewisse Racen giebt, welche sich durch die gute Ausbildung des Pollens den Arten mit gleichkörnigem Blütenstaub nähern. Dahin gehört namentlich R. gratus, vielleicht die großblütigste und großfrüchtigste der europäischen Arten, aber, so weit bekannt, auf einen ziemlich engen Verbreitungsbezirk beschränkt, in welchem sie indess streckenweise ungemein häufig ist. Mit Bestimmtheit kenne ich den R. gratus nur in Nordwestdeutschland zwischen Lübeck und Aachen, doch wird er muthmaßlich noch weiter westwärts vorkommen. Nicht so wohlgebildet ist der Blütenstaub einer ziemlich nahe verwandten Parallelart, dem R. macrostemon, dessen Verbreitungscentrum die nördlichen und südlichen Thäler und Vorberge der Alpen und Apenninen bilden. Eine wenig verschiedene Race wächst in Georgien und Armenien. Weiter von dem Typus des R. gratus entfernt sich der R. bifrons, eine sehr constante, durch Centraleuropa wenigstens von Ungarn bis Frankreich verbreitete Art, in deren Blütenstaub sich eine reichliche Menge verbildeter Körner findet. Intermediär zwischen diesen verschiedenen Racen sind R. villicaulis, R. leucandrus, R. macrophyllus u. s. w.

Der Blütenstaub des R. Arrhenii ist fast ebenso arm an missgebildeten Körnern wie der des R. gratus. Die Verbreitung ist fast dieselbe bei beiden Arten, aber der R. Arrhenii ist eine systematisch isolirte Art ohne nähere Verwandte, wenn er auch Beziehungen zu R. hemistemon, R. rudis und R. Sprengelii zeigt.

Es mag noch mehrere local verbreitete Racen geben, deren Pollen nahezu normal ist; bemerkenswerth ist bei R. gratus und R. Arrhenii, dass sie trotz ihrer beschränkten Verbreitung sehr constante und trefflich ausgeprägte Arten darstellen. Es ist aber unzweifelhaft, dass andere Racen oder Arten, z. B. R. bifrons, R. rudis, R. Sprengelii, R. rosaceus, R. Chaboissaei, bei stark mischkörnigem Blütenstaub nicht nur gut charakterisirt, sondern eben so weit und z. Th. noch viel weiter verbreitet sind als R. gratus und R. Arrhenii.

Die sämmtlichen Racen oder Arten, welche bisher genannt wurden, zeigen ein verhältnissmäßig großes Maß von Selbständigkeit. Es giebt auch charakteristische Racen, welche nur eine ganz locale Verbreitung zeigen. Eine sehr auffällige Brombeere, der R. rhamnifolius Wh. et N., findet sich nur im nördlichen Westphalen zwischen der Weser und der niederländischen Grenze. Ziemlich ähnliche Formen kommen hie und da im südlichen Westphalen vor, während Alles, was aus ferneren Gegenden unter

gleichem Namen aufgeführt wird, wesentlich verschieden ist. In der ersten Zeit meiner Brombeerstudien entdeckte ich nicht weit von Bremen eine auffällige kleine Race, welche ich nirgends beschrieben fand und R. prasinus benannte. Ich prüfte ihre Samenbeständigkeit durch Aussaat und fand sie in einem Bezirke von vielleicht 10 □ km Größe verbreitet, habe sie aber niemals anderswo gesehen. Aus dem westlichen Pommern hat Marsson einen R. maximus und einen R. macranthelos beschrieben; beide sind von keinem andern Fundorte bekannt. Ich habe diese Beispiele gewählt, weil sie leicht kenntliche Formen aus Gegenden betreffen, mit deren Brombeerflora ich ziemlich vertraut zu sein glaube. Bei den meisten ähnlichen westdeutschen Vorkommnissen bleibt es zweifelhaft, ob die betreffende Pflanze nicht in Frankreich weiter verbreitet ist. Es giebt keinen Botaniker, der zugleich die deutsche und die französische Brombeerflora genau genug kennt, um darüber urtheilen zu können. Wenn nun manche Formen eine äußerst beschränkte Verbreitung haben, so zeigen wieder andere eine so nahe Verwandtschaft zu einander, dass man stets in Zweifel bleibt, was man als Arten, was als Racen, was als Varietäten und was gar nicht unterscheiden soll. Bei dem Typus polymorphus des R. glandulosus wurde schon auf ähnliche Verhältnisse hingewiesen; dasselbe Verhalten zeigt z. B. der bekannte Formenkreis des R. thyrsoideus und viele andere. — Zahlreich sind ferner Fälle wie der folgende. R. Koehleri ist in Schlesien, Böhmen und Thüringen eine trefflich charakterisirte Race, welche auch weiter westwärts, z. B. am Rhein und selbst in England, in nahezu typischer Form, aber etwas variabler, vorkommt. Weiter nach Süden in Österreich, Bayern und der Schweiz werden charakteristische Formen des R. Koehleri immer seltener, während statt dessen ähnliche Racen oder Varietäten auftreten, die an verschiedenen Orten ein etwas verschiedenes Gepräge zeigen. — Mittelformen sind manchmal nur ganz local verbreitet, so findet sich R. conothyrsos, eine Mittelform zwischen R. rudis und R. vulgaris, nur an der mittleren Weser. In Bayern kommen mancherlei Mittelformen zwischen R. bifrons einerseits, den Verwandten von R. hirtus andrerseits vor. Diese Mittelformen verhalten sich ähnlich zu einander wie etwa die verschiedenen Racen des R. thyrsoideus.

Man hat nun namentlich in Frankreich die Unterscheidungen mit Hülfe der minutiösesten Merkmale bis in's Extrem getrieben. Kronblätter roth — Kr. weiß, Griffel roth — Gr. grünlich, Carpelle kahl — Carp. behaart — so lauten in den Bestimmungstabellen die differentiellen Unterscheidungszeichen. Meine Aussaatversuche sowohl als auch aufmerksame Beobachtungen in der freien Natur haben mir die Unzuverlässigkeit und Veränderlichkeit derartiger Merkmale dargethan. R. pubescens z. B. hat bei Minden weißfilzige Blattunterflächen und weiße Blüten, ändert aber bei Aussaat in Bremen die Blütenfarbe in Rosa, während der Filz der Blatt-

unterflächen zum Theil verschwindet und nur als lockerer graugrüner Überzug erscheint. Genau in derselben Gestalt tritt der R. pubescens aber auch in Waldungen der nordwestdeutschen Ebene auf. In ähnlicher Weise ändern auch andere Arten ab. Abgesehen von Charakteren wie obige, deren Unbeständigkeit man schon nach allgemeinen botanischen Erfahrungen vermuthen muss, zeigen sich die Arten und Racen von Rubus bei der Aussaat beständig. Jede einzelne macht auch besondere Ansprüche an Boden und Klima; säet man 10 Arten neben einander aus, so gedeihen vielleicht 3 gut, während 3 kümmerlich bleiben und 4 in frühester Jugend zu Grunde gehen.

Die Fruchtbarkeit der einzelnen Racen ist ebensowohl verschieden, wie ihre Pollenbeschaffenheit; an Ausprägung der Charaktere, Selbständigkeit oder Zusammenhang mit verwandten Formen, Verbreitung u. s. w. finden sich alle denkbaren Verschiedenheiten, so dass man sich keine Stufe zwischen Variation und selbständiger Art vorstellen kann, die nicht wirklich bei den Brombeeren vorkommt.

Polymorphie und Kreuzung bei Rubus.

Es fragt sich nun, wie diese Thatsachen zu deuten sind. Der Blütenstaub der Pflanzen verkümmert zuweilen unter dem Einflusse ungünstiger klimatischer Verhältnisse, vielleicht auch infolge von Ernährungsstörungen. Die häufigste Ursache einer unvollständigen Ausbildung des Pollens ist aber hybride Abstammung. Die gewöhnlichste und regelmäßigste Folge einer fruchtbaren Kreuzung zwischen Pflanzen, die verschiedenen Arten angehören, ist das Fehlschlagen eines Theiles der Pollenkörner bei der erzielten Nachkommenschaft. Da wir gewiss nicht annehmen können, dass die Brombeeren in Europa unter ungünstigen Lebensbedingungen wachsen, weil sie offenbar in jeder Beziehung vortrefflich gedeihen, so fragt es sich, ob sich die Polymorphie der Brombeeren durch Hybridität erklären lässt.

Dass Bastardbildung sich bei den Brombeeren häufig ereignet, kann gar keinem Zweifel unterliegen. R. caesius befruchtet alle andern Arten, mit denen er zusammen vorkommt; seine Bastarde mit R. Idaeus, R. tomentosus und R. ulmifolius sind leicht kenntlich und finden sich an den betreffenden Orten massenhaft, obgleich sie nur sehr spärliche Früchte bringen. Fast jede Art wird in Mitteleuropa von ihrem Caesius-Bastard begleitet, der in der freien Natur oft mit Sicherheit und Leichtigkeit erkannt werden kann. Ebenso werden andere Arten, z. B. R. tomentosus, R. vestitus und R. bifrons, überall von ihren an den natürlichen Standorten leicht kenntlichen Hybriden begleitet.

Die Bastarde zwischen Arten, die einander ferner stehen, sind in der Regel wenig fruchtbar. Man findet aber zwischen den sterilen Hybriden

hin und wieder einzelne Exemplare, die zahlreichere Früchte tragen, zugleich aber meistens etwas abweichende Eigenschaften zeigen. Der R. caesius × tomentosus z. B. zeigt an günstigen Plätzen, namentlich an warmen sonnigen Abhängen, oft alle Mittelglieder zwischen den gewöhnlichen sterilen und zwischen etwas abgeänderten, ziemlich gut fruchtenden Exemplaren. Noch häufiger finden sich solche fruchtbare Abänderungen bei R. tomentosus × vestitus.

Dass aus der Nachkommenschaft wenig fruchtbarer Bastarde sowohl bei Eigenbefruchtung als durch Rückkreuzung mit einer der Stammarten samenbeständige und fruchtbare Racen hervorgehen können, ist eine auf experimentalem Wege völlig sichergestellte Thatsache. Godron hat dies besonders bei Aegilops speltaeformis und bei seinen Datura-Bastarden zur Genüge nachgewiesen; von den zahllosen ähnlichen Erfahrungen anderer Beobachter ist zwar keine einzelne eben so vollständig sicher gestellt, aber es würde ein Übermaß von Skepticismus sein, wenn man sie desshalb sämmtlich verwerfen wollte. Kreuzungen zwischen näher verwandten Arten liefern oft eine Nachkommenschaft mit mischkörnigem Blütenstaub aber vollkommen normaler reichlicher Samenproduction. Diese Erfahrung habe ich selbst z. B. bei meinen Kreuzungen zwischen Anagallis phoenicea und A. coerulea, Rubus gratus und R. bifrons, Nicotiana alata und N. Langsdorffii gemacht. Jedes mäßig entwickelte Exemplar der Nic. alata × Langsdorffii, sowohl von erster als von späteren Generationen, bringt etwa 50000—100000 keimfähige Samen.

Die Nachkommenschaft der Bastarde ist im Allgemeinen veränderlich. Dass dies auch bei Rubus vielfach der Fall ist, hat mir die Aussaat von R. caesius × Idaeus gezeigt und es ergiebt sich gleichfalls aus der Beobachtung der hybriden Rubi in der freien Natur. Die Versuche haben indess bewiesen, dass aus unbeständigen Bastarden in späteren Generationen beständige hervorgehen können, vgl. z. B. die oben angeführten Beispiele von Aegilops und Datura. Ziemlich zahlreich sind die Fälle, in denen sich die Hybriden von vornherein samenbeständig gezeigt haben (Erica, Hieracium, Dianthus, Aquilegia etc.).

Die Fruchtbarkeit und Samenbeständigkeit der Rubus-Racen sprechen somit nicht gegen deren ursprünglich hybride Abkunft. Die Bastarde sind ferner bei Rubus außerordentlich häufig; ihre Langlebigkeit, Lebenszähigkeit und vegetative Vermehrungsfähigkeit sind ferner so groß, dass selbst ganz unfruchtbare Hybride, oft große Strecken überwuchern und die Stammarten völlig verdrängen können.

Als ein Beispiel, wie aus Bastarden beständige Arten hervorgehen können, diene folgendes. R. caesius × Idaeus, den ich auch künstlich erzeugt habe, ist durch ganz Mittel- und das außerarktische Nordeuropa verbreitet und stellenweise häufig. Früchte sind selten; eine an-

nähernde Schätzung ergiebt, dass von 100000 Carpellen eins zur reifen Frucht sich entwickelt; wahrscheinlich ist das Verhältniss noch viel ungünstiger. Bei der Aussaat der Früchte gehen, wie ich mich durch den Versuch überzeugt habe, aus dem Bastard verschiedene Formen hervor. Hin und wieder findet man solche abgeänderte Formen spontan; sie sind in der Regel kaum fruchtbarer als der ursprüngliche Bastard, doch kommen auch einzelne besser fruchtende Exemplare vor. Nun sind zwei locale Rubus-Formen bekannt, welche normale Früchte bringen, aber im Übrigen von manchen abgeänderten Abkömmlingen des R. caesius × Idaeus gar nicht zu unterscheiden sind. Diese beiden fruchtbaren Formen sind der schwedische R. pruinosus Arrh. und der pommersche R. maximus Marss. — Da auch anderweitig beobachtet ist, dass Abkömmlinge von wenig fruchtbaren Hybriden gelegentlich wieder völlig fruchtbar werden können, da ferner R. maximus und R. pruinosus durch halb fruchtbare ähnliche Pflanzen, die hie und da in vereinzelten Exemplaren vorkommen, unabgrenzbar in den gewöhnlichen Bastard übergehen, so kann man sich — alle Thatsachen zusammengehalten — schwer der Schlussfolgerung entziehen, dass die genannten beiden fruchtbaren Localracen Abkömmlinge von R. caesius × Idaeus sind.

Merkwürdiger Weise erinnert der R. pruinosus lebhaft an R. fissus, der R. maximus dagegen an R. suberectus; es sind dies zwei verbreitete und constante Racen, die schon oben erwähnt wurden. Sie verhalten sich zu R. sulcatus und R. plicatus ungefähr ebenso wie R. pruinosus und R. maximus zu R. caesius. Unwillkürlich wird man dazu gedrängt, ihnen einen analogen Ursprung zuzuschreiben, der aber historisch viel weiter rückwärts liegen müsste als die Entstehung der noch wenig über ihre Bildungsstätte hinaus verbreiteten fruchtbaren Abkömmlinge des R. caesius × Idaeus. Bemerkenswerth ist, dass R. fissus und R. suberectus an Fruchtbarkeit den verwandten Racen bedeutend nachstehen, wenn sie auch weit fruchtbarer sind als die gewöhnlichen Bastarde zwischen zwei beträchtlich von einander verschiedenen Arten.

Bei Besprechung der verschiedenen Brombeerformen nach ihrem specifischen Werthe sind gelegentlich schon mehrere Racen genannt, welche intermediär zwischen zwei andern Racen oder Arten sind. Die meisten local verbreiteten Brombeeren lassen sich ohne allen Zwang als constante Mischlinge aus zwei in derselben Gegend wachsenden Racen auffassen, so z. B. R. macranthelos (von R. pyramidalis und R. Bellardii), R. conothyrsos (von R. rudis und R. vulgaris), R. Caflischii (von R. rudis und R. bifrons), R. conspicuus (von R. vestitus und R. bifrons). Meinen künstlichen R. bifrons × gratus würde ich, wenn ich ihn wildwachsend angetroffen hätte, für eine Abänderung des weit verbreiteten R. villicaulis gehalten haben; aus Samen des wenig frucht-

baren R. tomentosus × vestitus habe ich eine Pflanze erhalten, die vollkommen fruchtbar war und nicht mehr sicher von dem wildwachsenden R. macrophyllus hypoleucus unterschieden werden konnte. Das Vorkommen von allen Übergangsstufen zwischen Bastarden und constanten Racen ist daher bei den Brombeeren völlig sichergestellt.

Aus der Fülle der vorliegenden Thatsachen habe ich hier nur wenige der bestbekannten und bestbeobachteten herausgegriffen; sobald man einmal die Möglichkeit zugiebt, dass samenbeständige Brombeerracen aus den Kreuzungsproducten anderer hervorgegangen sein können, wird Jedermann, der sich mit der Sache beschäftigt, auf zahllose Beispiele stoßen, in denen ein solcher Ursprung nicht allein wahrscheinlich, sondern nach Erwägung aller Umstände kaum zweifelhaft ist. Nachdem durch Darwin die Vorurtheile über das Wesen der Species beseitigt waren, standen einer Deutung des Sachverhalts in dem obigen Sinne noch die Vorurtheile über das Wesen der Bastarde entgegen. Die umfassende Untersuchung sämmtlicher über die Hybridisation bekannten Thatsachen, welche ich in meinem Buche über die Pflanzenmischlinge gesammelt habe, muss dahin führen, die Kreuzungsvorgänge in der freien Natur von andern Gesichtspunkten aus zu betrachten, als bisher zu geschehen pflegte. Wer sich eingehend mit diesen Verhältnissen beschäftigt hat, wird vielleicht unbedenklich zugeben, dass ein großer Theil der local verbreiteten Brombeerracen hybridogenen Ursprungs sei. Allein wenn man in dieser Prüfung von den klar vorliegenden Fällen zu den zweifelhafteren fortschreitet, so kommt man schließlich zu Arten wie R. macrostemon, R. bifrons, R. rudis, R. Chaboissaei, R. rosaceus, R. Sprengelii u. s. w., welche sich nicht mehr ungezwungen von zwei andern bekannten Arten ableiten lassen; vollständig sicher ist es, dass R. vestitus, R. Arrhenii und die Stammformen der polymorphen Typen R. glandulosus und R. fruticosus nicht von Bastarden bekannter lebender Formen abstammen können. Consequenter Weise muss man aber annehmen, dass alle diese Arten uad Racen mit mischkörnigem Blütenstaube eben so gut hybridogenen Ursprungs sind wie die Localracen. Schon im Jahre 1868, als ich zum ersten Male derartige Ansichten vertrat (Abh. Naturw. Ver. Brem. I, p. 261 ff., p. 323), glaubte ich vor dieser Consequenz[1]) nicht zurückschrecken zu dürfen. Bevor ich aber zu einer Darlegung des Standes dieser Frage übergehe, wird es zweckmäßig sein, den Blick von dem engen Gebiete der Batographie abzulenken und allgemeinere Verhältnisse in's Auge zu fassen.

1) Beiläufig bemerkt, ziehe ich keineswegs die Consequenz, dass auch in andern Gattungen (und selbst Untergattungen von Rubus) alle Arten mit mischkörnigem Pollen hybridogenen Ursprungs sind.

Polymorphie und Kreuzung bei Culturpflanzen.

Das regelmäßige Fehlschlagen eines Theils der Pollenkörner ist bei wildwachsenden Pflanzenarten eine nicht gerade seltene Erscheinung; ungleich häufiger können wir es bei den Gewächsen unserer Gärten beobachten. Unter unseren Obstbäumen finden wir kaum ein Exemplar mit völlig gleichkörnigem Pollen. Nun kann es aber wohl nicht zweifelhaft sein, dass unsere cultivirten Äpfel, Birnen, Pflaumen, Kirschen u. s. w. aus der Kreuzung einer mehr oder minder großen Zahl von Stammarten oder Stammracen hervorgegangen sind. Die Angaben der Schriftsteller, welche den Ursprung der Obstarten verfolgt haben, bedürfen gewiss im Einzelnen vielfach einer sorgfältigen Kritik, aber die fundamentale Thatsache, dass verschiedene Stammformen in Cultur genommen und zufällig oder absichtlich gekreuzt sind, ist unbestreitbar. Es zeigt sich nun der Unterschied, dass unsere cultivirten Kernobstsorten bei der Aussaat veränderlich zu sein pflegen, während die Steinobstsorten gewöhnlich beständig sind, also mehr die Eigenschaften wirklicher Racen besitzen. — In neuerer Zeit hat man in Nordamerika mehrere einheimische Rebenarten in Cultur genommen, vielfach gekreuzt und die besten Kreuzungsproducte fortgezüchtet. Aller Wahrscheinlichkeit nach hat man vor Jahrtausenden in Westasien Ähnliches gethan und hat schließlich als Endproduct dieser Culturversuche unsere altweltliche Weinrebe, die variable und formenreiche Vitis vinifera, auf unsere Vorgänger und Vorfahren vererbt. Auch die Erdbeeren unserer Gärten sind gegen Ende des vorigen Jahrhunderts aus Artenkreuzungen hervorgegangen.

Viel allgemeiner als beim Obstbau hat die Artenkreuzung bei der Blumenzucht Anwendung gefunden. Was wir in unsern Gärten und Gewächshäusern aus den Gattungen Rosa, Rhododendron, Erica, Pelargonium, Abutilon, Fuchsia, Begonia, Calceolaria u. s. w. cultiviren, besteht größtentheils aus hybriden Formen, zum Theil von 3, 4 oder noch mehr Stammarten abgeleitet. Unter den Amaryllideen, Orchideen, Gesneraceen und Cacteen werden ebenfalls unzählige Hybride cultivirt. Alle diese Mischlinge enthalten in ihrem Blütenstaub mehr oder minder zahlreiche verkümmerte Körner, bringen aber meistens reichliche Mengen von Früchten und Samen, wenn auch in der Regel nicht so viele wie die Stammarten. Die Samenproduction der gekreuzten Calceolarien und Abutilon, sowie vieler Begonien ist nichtsdestoweniger eine massenhafte; stellt man unsere aus den mannigfaltigsten Kreuzungen hervorgegangenen Fuchsien in's Freie in die Nähe von Bienenstöcken, so setzt fast jede Blume eine vollkommene Frucht an. Die hybridogenen Blumenracen sind bei der Aussaat großentheils variabel, zum Theil aber auch fast so beständig wie echte Arten; nach den Erfahrungen der Züchter lassen sich die meisten nicht gar zu extrem und individuell ausgebildeten

Formen mittels einer durch eine Reihe von Generationen fortgesetzten Auslese und Reinzucht in constante Racen überführen.

Wesshalb kreuzen nun die Obstzüchter und Gärtner die natürlichen Species? Wenn man eine constante echte Art fortzüchtet, so treten zwar im Laufe der Zeit und unter dem Einflusse der Ernährungs- und Beleuchtungsverhältnisse manchmal Farbenabänderungen und sonstige leichte Variationen, insbesondere Anpassungen an Boden und Klima, auf, aber im Großen und Ganzen bleibt der Typus der Art unverändert, wie es z. B. beim Roggen und bei der Kaiserkrone (Fritillaria imperialis) unserer Gärten der Fall ist. Die Hyacinthe (Hyacinthus orientalis) hat bei der ausgedehntesten, viele Jahrhunderte hindurch fortgesetzten Cultur eine fast beispiellose Mannigfaltigkeit von Blütenfarben geliefert, ist aber in den übrigen Eigenschaften — abgesehen von Blütenfüllung und derartigen mehr monströsen Variationen — fast ganz gleichförmig geblieben. Vollständig anders verhalten sich die artenreichen Gattungen, in welchen man Kreuzungen vorgenommen hat; bei den Knollen-Begonien und den Abutilon haben wir in den letzten zwei Jahrzehnten aus einer beschränkten Zahl von Stammarten eine unglaubliche Fülle von Abänderungen hervorgehen sehen, von denen manche bereits samenbeständig geworden sind.

Ohne Zweifel legen die Gärtner und Liebhaber einen großen Werth auf Mannigfaltigkeit, aber wichtiger als die Mannigfaltigkeit selbst ist für sie die Möglichkeit, aus den neu entstandenen Formen eine Auswahl zu treffen und die auserlesenen Racen fortzuzüchten. Selbst Hybride mit sehr beschränkter Fruchtbarkeit pflegen noch an hundert bis tausend Samen zu liefern, so dass man bei der Aussaat in allen Fällen sehr bald an eine Grenze kommt, bei welcher nur ein sehr kleiner Theil der vorhandenen Samen benutzt oder der erzielten Sämlinge aufgezogen oder gar fortgezüchtet werden kann. Jeder Züchter sucht das für ihn Werthvollste fortzupflanzen und nebenher geht gewöhnlich noch alles Schwächliche und Unfruchtbare, wenn es nicht durch andere Eigenschaften ganz besonders ausgezeichnet ist, allmählich unbeachtet zu Grunde. Allerdings vermehren die Gärtner viele langlebige Gewächse auf vegetativem Wege und hemmen dadurch die Befestigung der Racen. Wer aber die durch künstliche Kreuzung entstandenen polymorphen Formenkreise und deren einzelne Variationen, Racen und Arten vergleicht mit den polymorphen Formenkreisen, wie sie sich z. B. in den Gattungen Rubus, Rosa, Hieracium u. s. w. zeigen, der wird sich der Überzeugung nicht verschließen können, dass er in beiden Fällen ganz analogen Erscheinungen, und zwar den Wirkungen gleichartiger Vorgänge, gegenübersteht.

Die Bastarde zwischen zwei Arten halten in ihren Eigenschaften im Allgemeinen die Mitte zwischen den Eltern. Nach dieser Erfahrung sollte man glauben, dass durch Kreuzungen zwar die Mannigfaltigkeit der For-

men vermehrt werden kann, nicht aber die Gesammtsumme der Eigenschaften, welche die Stammarten besitzen. Nach den herrschenden Vorstellungen sind die Stammarten stets die Extreme, zwischen denen sich der ganze Formenreichthum der Mischlinge bewegt. Die Kreuzung könnte somit zwar vielleicht neue Racen schaffen, aber keine selbständigen neuen Arttypen. Vielleicht sind es diese Vorstellungen ganz besonders, welche den Naturforschern die Idee von der Entstehung der neuen Arten auf dem Wege der Kreuzungen unannehmbar erscheinen lassen. Ein Studium der Thatsachen der Hybridisation zeigt, dass diese Meinungen grundfalsch sind. Jeder Gärtner weiß, dass die Bastarde zwar im Allgemeinen die Mitte halten zwischen den Stammarten, dass sie dieselben aber ganz gewöhnlich an vegetativer Kraft, Blütenfülle, Blütengröße u. s. w. übertreffen, auch manchmal Blattformen und Blütenfarben zeigen, welche bei keiner der Stammarten vorkommen. Viel häufiger und wichtiger sind solche neue Eigenschaften bei den Nachkommen der Hybriden. Sind auch die einzelnen Bastardpflanzen selbst in ihren Haupteigenschaften intermediär, so gewinnt doch offenbar der ganze Formenkreis an morphologischer und physiologischer Mannigfaltigkeit infolge der Kreuzung, indem die neuen Eigenschaften der Hybriden und ihrer Nachkommen zu der Summe der Eigenschaften der beiden Eltern hinzugezählt werden müssen. Bei allen ferneren Mischungen und Kreuzungen handelt es sich nun um diejenigen Eigenschaften, welche aus dieser Gesammtsumme als vortheilhaft erkannt und weiter gezüchtet werden. Wenn demnach schon in den Fällen wirklicher Hybridisation der Eigenschaften-Vorrath des Formenkreises in der Regel gesteigert wird, so ist dies in noch weit höherem Maße bei den Kreuzungsproducten aus nahe verwandten Arten oder Racen der Fall. Man erhält in derartigen Mischlingen ein bildsames Material, dessen Abänderungen sich oft weit von den Stammformen entfernen.

In der Gärtnerei haben z. B. Brassica, Pisum und Phaseolus durch Racenkreuzung außerordentlich an nutzbaren Formen gewonnen.

Kreuzung als Ursache der Polymorphie und der Artenbildung.

Wenden wir diese gärtnerischen Erfahrungen auf die Vorgänge in der freien Natur an, so werden wir bei der vollständigen Analogie zwischen gärtnerisch polymorphen und spontan polymorphen Formenkreisen die Thatsache einer analogen Entstehungsursache nicht bezweifeln können. Wie bei Rubus so giebt es bei Rosa, Hieracium, gewissen Potentillen und Galien, Cinchona, Mentha, Centaurea, Betula und Quercus ganz gewiss eine große Zahl von hybridogenen Racen; einzelnen begegnet man fast in jeder größeren Gattung. Auch die Frage, ob die Differenzirung und Entwickelung einer Gattung

durch die Ausprägung hybridogener Racen gefördert wird, kann man nach den vorstehenden Darlegungen unbedenklich im Sinne eines dadurch bedingten Fortschrittes beantworten. Wenn nun aber in der Gegenwart die hybridogene Entstehung neuer Racen nicht selten ist, so liegt auch gar kein Grund vor, zu glauben, dass in der Vorzeit, in früheren Epochen der Erdgeschichte, dergleichen unmöglich gewesen sei. Es handelt sich, wenn wir diese Frage erwägen, vorzüglich noch darum, ob es denkbar ist, dass hybridogene Racen die Stammarten überleben. Wenn aber, wie dies thatsächlich häufig der Fall ist, die hybridogenen Racen eben so fruchtbar sind wie die Stammarten, so geben im Wettkampfe ums Dasein vorzüglich die Lebenskräftigkeit und die Anpassungsfähigkeit den Ausschlag. Vielfache Erfahrungen zeigen, dass gerade in diesen beiden Beziehungen die Abkömmlinge von Bastarden ihren Stammeltern meistens überlegen sind. Es ist daher nicht allein denkbar sondern wahrscheinlich, dass hybridogene Racen ihre Stammarten oftmals überleben. Verkümmerung eines Theils der Pollenkörner ist offenbar ein Nachtheil, denn selbst wenn eine überreichliche Menge normaler Pollenkörner gebildet wird, ist die Production solcher physiologisch werthlosen Gebilde, wie es verkümmerte Pollenkörner sind, als ein Schaden zu bezeichnen. Dieser Schaden ist aber, wenn Potenz und Samenerzeugung normal sind, so unwesentlich, dass er gegenüber andern Vortheilen nicht ins Gewicht fallen kann. Die Mischkörnigkeit des Pollens ist eine Eigenschaft, welche sich offenbar in vielen Fällen mit großer Constanz vererbt, doch giebt es auch Erfahrungen, welche zu beweisen scheinen, dass manchmal im Laufe der Generationen oder unter dem Einflusse besonderer günstiger Verhältnisse die Pollenbeschaffenheit sich bessert. Würde eine hybridogene Race normalen Pollen erwerben, so würde sie sich in keiner Weise mehr von einer ursprünglich echten Art unterscheiden lassen.

Wenden wir uns mit den so gewonnenen Anschauungen noch einmal der Gattung Rubus zu, so werden wir zunächst die weitverbreiteten Arten mit gleichkörnigem Pollen für Species von reiner Abkunft halten, während R. Arrhenii und R. gratus eher hybridogene Racen sein dürften, deren Blütenstaub wieder nahezu normal geworden ist. Den Arten mit mischkörnigem Pollen müssen wir einen hybridogenen Ursprung zuschreiben, der aber bei einigen, z. B. bei dem auch in Amerika vertretenen Typus des R. fruticosus, bis in die Tertiärzeit zurückreichen mag. Gewiss gab es ehemals ganz andere Rubus-Typen in Europa als gegenwärtig. Auf den Azoren finden wir eine eigenthümliche Art, den R. Hochstetterorum Seub., der ohne Zweifel früher auch auf dem europäischen Continent gelebt haben wird. Leider kenne ich diese interessante Art nur unvollständig, doch halte ich es nicht für unwahrscheinlich, dass R. Schlechtendalii und R. macrophyllus, vielleicht auch R. vestitus und R. gratus, zunächst mit derselben verwandt

sind. Könnte nicht die empfindliche Stammart in der Eiszeit auf dem europäischen Festlande zu Grunde gegangen sein, während sich die widerstandsfähigen hybriden Abkömmlinge hie und da erhalten und später weiter verbreitet haben? Auf Madeira wächst ebenfalls eine bis in unsere Zeit gerettete Art, die früher auch in Europa heimisch gewesen sein wird, nämlich R. grandifolius Lowe. Ein muthmaßlich hybridogener Abkömmling desselben ist der nordafrikanische R. Numidicus. Ob nicht auch vielleicht R. rudis ein kleiner aber widerstandsfähiger und lebenskräftiger Abkömmling desselben sein könnte, will ich dahingestellt sein lassen. Vielleicht steht selbst R. Arrhenii dem R. grandifolius nicht so fern, wie es beim ersten Anblick scheinen möchte. Die zufällige Erhaltung von so ausgezeichneten Typen, wie R. Hochstetterorum und R. grandifolius, auf einigen kleinen Inseln des atlantischen Oceans kann für uns ein Fingerzeig sein, wie viele Rubi der europäischen Tertiärflora verloren gegangen sein mögen. An Material zur Bildung hybridogener Racen wird es daher nicht gefehlt haben, so dass die Hypothese von einem derartigen Ursprunge der sämmtlichen Arten mit mischkörnigem Pollen in dieser Beziehung keine Schwierigkeiten finden dürfte.

Der Daseinskampf zwischen verwandten Arten führt in der Regel dahin, dass sich jede einzelne Art ihr besonderes, durch Klima und Bodenbeschaffenheit charakterisirtes Wohngebiet schafft, und dass sie an den Standorten, welchen sie speciell angepasst ist, die concurrirenden nächstverwandten Species verdrängt. Auch die Brombeerarten zeigen offenbar eine Vorliebe für bestimmte Wohnplätze; jede Art erfordert ein verschiedenes Maß von Wärme zu den verschiedenen Jahreszeiten, von Licht oder Beschattung, Feuchtigkeit, Durchlässigkeit des Bodens, Kalkgehalt, Humusgehalt u. s. w. Die einzelnen Arten gedeihen aber auch eine Zeit lang ganz leidlich unter Verhältnissen, welche ihren Verwandten günstiger sind als ihnen selbst, bis sie schließlich von den Mitbewerbern verdrängt werden. Wenn nun die Rubus-Samen von Thieren verschleppt wurden, so muss gelegentlich immer eine standörtliche Mischung der Arten stattgefunden haben. Ich möchte namentlich glauben, dass es die Bären der Tertiärzeit waren, welche die Brombeeren des Waldesschattens und der Waldränder, der Bachufer und der Felshalden fraßen, und welche dann mit ihren Excrementen die gemischten Samen ausstreuten. Auf den ausgetretenen Bärenpfaden war offenbar die Möglichkeit eines Keimens und Gedeihens der jungen Pflanzen verhältnissmäßig groß, während von den durch Vögel verbreiteten Samen nur sehr wenige an einen passenden Platz gelangen konnten. Wie die Bären, so trugen später auch die Brombeeren essenden Menschen zur Verbreitung der Rubi und zu einer stets sich erneuernden standörtlichen Vermischung der Arten bei, durch welche die Kreuzung begünstigt werden musste. Mittels dieser Hypothese wird es auch erklärlich, wesshalb gerade in artenreichen fruchttragenden Gattungen,

wie Rubus, Rosa und Crataegus, hybridogene Racen so häufig sind, obgleich natürlich auch andere Ursachen als die Verschleppung durch fruchtfressende Thiere zu standörtlichen Mischungen der Arten führen konnten. Es versteht sich ferner von selbst, dass für langlebige, sich auf vegetativem Wege vermehrende und erhaltende Gewächse die Aussicht auf eine gelegentliche Verwerthung der spärlichen Bastardsamen verhältnissmäßig groß ist; sie können daher viel leichter hybridogene Racen bilden, als dies krautige kurzlebige Gewächse vermögen.

Die Kreuzungstheorie und die Darwin'sche Differenzirungstheorie.

Wenn nun diese Anschauungen richtig sind, soll man dann annehmen, dass die meisten Arten so, wie es Darwin gelehrt hat, durch langsame Variation und Differenzirung der Stammtypen entstanden sind, dass aber gewisse neue Arten auch einer andern Ursache, nämlich der Kreuzung, ihren Ursprung verdanken? In dieser Fassung ist die Fragstellung wohl nicht ganz correct, da sie einen Gegensatz zwischen legitimer und hybrider Zeugung voraussetzt, welcher in Wirklichkeit nicht so scharf ausgeprägt ist, wie man gewöhnlich annimmt. Ziehen wir unsere praktischen Erfahrungen in der Züchtung der Pflanzen zu Rathe, so finden wir, wie oben gezeigt, dass alle Kunst und alle in ihrer Wirkung so vielfach überschätzten klimatischen und Bodenverhältnisse nicht vermocht haben, an gegebenen gleichförmigen natürlichen Arten viel zu ändern. Aber in Wirklichkeit sind nur wenige natürliche Arten ganz homogen, vielmehr hat Jordan Recht, wenn er behauptet, dass selbst seltene und auf ein enges Wohngebiet beschränkte Typen meistens in mehreren wohl charakterisirten Racen (espèces affines) vorkommen. Hat der Züchter einmal verschiedene Formen eines Typus in Händen, so erzeugt er daraus absichtlich oder unabsichtlich variable Mischlinge und aus diesem Material vermag er durch Klima und Boden, durch zeitweise Inzucht und gelegentliche Kreuzung eine größere Mannigfaltigkeit von Formen zu gewinnen. Nicht die spontane Variation homogener Typen, sondern die Racenkreuzung und Artenkreuzung liefern dem Züchter das bildsame Material, aus welchem er neue Racen erzieht. Unsere variabeln Culturpflanzen sind aus Kreuzungen hervorgegangen und unsere variabeln Hausthiere ebenso. Der Züchter aber ahmt unbewusst die Natur nach.

Diese Thatsachen sind Darwin sehr wohl bekannt gewesen, aber von ihm anscheinend nicht in ihrer ganzen Bedeutung gewürdigt worden. Darwin hat bekanntlich selbst in überzeugender Weise nachgewiesen, dass Racenmischlinge in der Regel lebenskräftiger sind als ihre Stammformen. Es werden also im Allgemeinen Racenmischlinge sein, welche im Kampfe ums Dasein das Übergewicht erlangen. Damit solche Mischlinge entstehen können, müssen sich freilich zunächst ausgeprägte Racen bilden, was

durch Inzucht, wenn auch innerhalb eines großen Individuenkreises, und in vielen Fällen durch standörtliche Isolirung, zu geschehen pflegt. Sind die Racen später einmal den veränderten Lebensbedingungen nicht mehr recht angepasst oder nimmt ihre Lebenskraft ab, so bedarf es nur einer Gelegenheit, welche zur Entstehung von variabeln Mischlingen führt, um aus deren Abänderungen lebenskräftigere und accommodationsfähigere Formen hervorgehen zu lassen, welche eine aussichtsvolle Zukunft haben müssen. Es ist unter solchen Verhältnissen von vornherein wahrscheinlich, dass in jedem besonderen Falle nicht eine einzelne Form überlebt, sondern dass vielmehr verschiedene Racen oder selbst verschiedene nahe verwandte neue Arten aus den Mischlingsvariationen entstehen und sich erhalten werden.

Es würde zu weit führen, hier diese Verhältnisse unter Anführung von Beispielen, welche die gesellige Entstehung von Racen und Arten erläutern, eingehend zu betrachten. Das Vorurtheil, welches dem Klima und dem Boden kritiklos alle schöpferischen Fähigkeiten zuschreibt, muss überwunden werden. Bei unsern gegenwärtigen Untersuchungen handelt es sich zunächst nur darum, aus vier von Darwin dargelegten und bewiesenen Thatsachen den folgerichtigen Schluss zu ziehen. Diese Thatsachen sind: 1. Die größere Lebenskraft der Racenmischlinge; 2. die Variabilität der Racenmischlinge; 3. die Auslese der passendsten Typen aus variabeln Formenkreisen; 4. das Überleben der passendsten und lebenskräftigsten Formen. Sind diese für die Fortentwickelung der organischen Welt maßgebenden Grundsätze richtig, so ist es selbstverständlich, dass in der Regel *die passendsten und lebenskräftigsten Formen, also die Arttypen der Zukunft, aus Racenmischlingen hervorgehen* werden.

Eine absolute Grenze zwischen Racen und Arten giebt es nicht, folglich giebt es auch keinen absoluten Unterschied zwischen Racenmischlingen und Artmischlingen. Durch meine oben gegebenen Auseinandersetzungen habe ich nachzuweisen gesucht, dass in gewissen Formenkreisen, insbesondere auch bei den europäischen Brombeeren, manche neue und lebensfähige Arten aus Artbastarden hervorgehen. Zwischen der Entstehung der Arten aus Artmischlingen und ihrem Ursprunge aus Racenmischlingen besteht somit nur ein gradueller Unterschied; die hybridogene Entstehung neuer Arten (»Blendarten«) ist nichts als ein extremer Fall der normalen mistogenen. Die vorstehend entwickelten Ansichten über die Artenbildung sind somit nur scheinbar den durch Darwin verbreiteten Anschauungen entgegengesetzt; ihre Bedeutung besteht in Wahrheit nur darin, dass sie den Blick des Forschers, welcher die Ursachen und das Wesen der Entwickelung zu verstehen strebt, erweitern, indem sie tiefer in die Werde-Vorgänge der neuen Lebensformen eindringen, als bisher geschehen ist.

Ergebnisse der Untersuchung.

Schließlich möge es gestattet sein, die Hauptergebnisse der vorstehenden Untersuchungen von einem freieren Standpunkte aus und in Verbindung mit den neugewonnenen allgemeinen Anschauungen noch einmal zu überblicken.

Im Eingange dieser Abhandlung habe ich zu zeigen versucht, dass weder JORDAN'scher noch sonstiger Formalismus im Stande ist, uns das tiefere Verständniss der organischen Lebensformen zu erschließen. Das systematische Schema muss sich thunlichst unsern Anschauungen von dem Wesen der organischen Formenkreise anpassen, aber es ist unmöglich, die wahren verwandtschaftlichen, also genealogischen, Beziehungen der einzelnen Typen im System anders als in den gröbsten Umrissen zum Ausdruck zu bringen. Die systematische Darstellung von Artengruppen, in denen zahlreiche hybridogene Racen und Arten vorhanden sind, muss verschieden sein von der Systematik der aus annähernd gleichwerthigen Species bestehenden Formenkreise oder derjenigen natürlichen Gruppen, in denen viele stark differenzirte Racen noch durch Mittelglieder zu einem »Typus polymorphus« verbunden sind. Die wissenschaftliche Untersuchung der wahren verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb eines Formenkreises darf sich nicht beeinflussen lassen durch die systematische Bearbeitung, welche die betreffende Pflanzengruppe zufällig gefunden hat, muss aber umgekehrt der Systematik die leitenden Gesichtspunkte liefern.

Die Polymorphie, das heißt das Auftreten zahlreicher constanter Formen innerhalb eines verhältnissmäßig engen morphologischen Rahmens, lässt sich in einigen Fällen durch Anpassung der Formen an verschiedene klimatische und standörtliche Verhältnisse, so wie an die damit zusammenhängenden Befruchtungsvorgänge erklären und verstehen. Dies trifft z. B. in der Gruppe der *Viola tricolor* zu, während die Formenmannigfaltigkeit von *Rosa* und *Rubus* nicht in analoger Weise durch einfache Anpassung entstanden sein kann. Man findet bei Rubus — *Rosa* und manche sonstige Artengruppen verhalten sich nicht anders — sämmtliche Zwischenstufen von der Abänderung und vom Bastard bis zu der typisch ausgeprägten und wohl umgrenzten Species. Alle Thatsachen weisen darauf hin, dass bei *Rubus* die Polymorphie eine Folge vielfältiger Arten- und Racen-Kreuzung ist, und dass aus der Nachkommenschaft der Bastarde, selbst solcher, die ursprünglich sehr wenig fruchtbar sind, im Laufe der Zeit und unter günstigen Umständen samenbeständige und fruchtbare Arten hervorgehen können. Für langlebige, sich auf vegetativem Wege vermehrende Bastarde sind die Aussichten, Stammformen neuer constanter Racen zu werden, verhältnissmäßig groß.

Die Artenkreuzung ist nur dem Grade, nicht dem Wesen nach von der Racenkreuzung zu unterscheiden. Da bekannte Thatsachen dafür

sprechen, dass Racenkreuzungen in der Regel das Material liefern, aus welchem die neuen Arten sich entwickeln, so kann es nicht auffällig sein, wenn unter Umständen wirkliche Artenkreuzungen zu demselben Ergebniss führen.

Die Variabilität constant gewordener und homogener Arten ist auch unter dem Einflusse von Klima- und Bodenänderungen eine sehr beschränkte. Durch Racen- und Artenkreuzungen wird dagegen ein polymorphes, variables und anpassungsfähiges Material geschaffen, aus welchem unter dem Einflusse der natürlichen Züchtung neue Racen und Arten hervorgehen können, welche stärker unter einander verschieden sind als die gekreuzten Stammformen. Es müssen daher die neuen Arten gesellig entstehen; die lebenskräftigsten von ihnen werden sich am weitesten verbreiten und da infolge der Trennung die Kreuzung mit den Geschwisterracen aufhören muss, durch Inzucht constant werden.
